Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Zur Kenntnis der Hautdrüsen und der Harzexkretion von *Alnus viridis*

Von

Mag. pharm. et Dr. phil. Friedrich Dormann

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der Universität Graz)

(Mit 1 Tafel und 3 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 20. November 1924)

Einleitung.

Die Frage nach der Art der Harzbildung ist noch nicht endgültig beantwortet. Tschirch ging von der Vorstellung aus, daß Harze eine mit Wasser imbibierte Membran nicht zu passieren vermögen und verlegte daher den Sitz der Harzbildung in eine äußerste Membranpartie, die er »resinogene Schicht« nannte. Gegen diese Auffassung nehmen aber einige sehr sorgfältige Untersuchungen der letzten Jahre Stellung (Hannig, Franck, Moenickes); sie verlegen daher den Ort der Harzbildung in das Innere der Zelle. Diese Arbeiten behandeln indessen nur die Harzbildung in Exkretgängen, also bei inneren Drüsen. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, das gleiche Problem an äußeren Drüsen zu untersuchen. Als Material dienten vorwiegend die Drüsenhaare der Blattknospen von *Alnus viridis;* nebenher wurde auch die Harzbildung seitens der epidermalen Organe von *Betula* und *Populus* zu vergleichenden Untersuchungen herangezogen. Die vorliegende Arbeit zerfällt im großen ganzen in zwei Teile. Der erste behandelt die Entwicklungsgeschichte der fraglichen Trichome, der zweite befaßt sich mit der mikrochemischen Untersuchung bestimmter Inhaltsstoffe der sezernierenden Zellen, die vermutlich mit der Harzproduktion in Verbindung stehen. Das Problem der resinogenen Schichte soll zum Schlusse einer Diskussion unterzogen werden.

Das Harz von Alnus viridis.

Die Blattknospen von *Alnus viridis* tragen im Herbst oder Winter fast ohne Ausnahme an ihren Spitzen einen Harztropfen. Der Tropfen ist mit einer Nadel leicht ablösbar, nur mitunter ist das Harz im Innern noch zähflüssig, so daß sich bei dem Versuche es abzulösen Fäden bilden und ein Abheben unmöglich wird. Gewöhnlich aber genügt ein leiser Druck, um den Harztropfen unversehrt abzuheben. Seine Größe und Gestalt sind ziemlich konstant, der Durchmesser schwankt zwischen 0·5 bis 2 *mm.*

Die beiden Nebenblätter des ersten Laubblattes (bei Seitenknospen außerdem noch eine ungeteilte Knospenschuppe[1]) übernehmen bei *Alnus viridis* die Funktion der Winterknospenschuppen. An der Spitze der Knospe, wo die äußere Knospenschuppe die innere umfaßt, gelangt das Harz in noch ziemlich zähflüssigem Zustand nach außen und gleitet ganz wenig nach abwärts zur Basis der Knospe. So erklärt sich einerseits die oft leicht elliptische Form, anderseits die häufige Erscheinung, daß die Hauptmasse des Harzes im unteren Teil des Tropfens angesammelt ist.

Das Harz ist nur in einer dünnen Oberflächenschicht erstarrt, hart und spröde, in den tieferen Lagen aber auch nach monatelangem Aufbewahren im trockenen Raum weich und plastisch. Wenn man mit einer Präpariernadel einen leichten Druck ausübt, so bildet sich eine entsprechende Vertiefung, wobei die spröde Oberfläche zahlreiche Risse und Sprünge bekommt. In diesem erstarrten Teil zeigt sich auch der für alle Harze dieser Konsistenz charakteristische muschelige Bruch mit radiär verlaufenden Bruchspalten. Nach längerem Liegen oder an Knospen, die überwintert haben, erkennt man auch die schon von Wiesner für Harze eingehend beschriebenen Verwitterungslinien.[2] An der Innenseite des Harztropfens kann man fast regelmäßig den außerordentlich deutlichen und selbst die feinsten Details wiedergebenden Abdruck der Epidermis der Knospenschuppen beobachten. Auch diese Eigentümlichkeit hat Wiesner besonders bei Mastix hervorgehoben und abgebildet.[3]

Das Harz ist vollkommen homogen, was mit Berücksichtigung einer später zu erwähnenden Eigenschaft von Interesse ist. Es erscheint im auffallenden Licht und während eines Lösungsprozesses von hellgelber Farbe, im durchfallenden Licht leicht grünlich gefärbt.

Infolge der geringen Menge von Harz, die zur Verfügung stand, konnte auf eine nähere chemische Untersuchung bisher nicht eingegangen werden. Die nun angeführten Untersuchungen wurden meist mit einem Harztropfen auf dem Objektträger ausgeführt, selbstverständlich in wiederholten Parallelversuchen und außerdem in der Eprouvette.

Das Harz zeigt gegen Wasser ein merkwürdiges Verhalten. Läßt man nämlich einen Harztropfen auch nur einen Tag im Wasser liegen, so wird er außerordentlich weich und fadenziehend und klebt stark an der Präpariernadel. Legt man aber den Harztropfen auf die Wasseroberfläche, so breitet er sich schon etwa nach einer Stunde auf ihr aus. Nach längerem Stehen ist von der ursprünglichen Tropfenform überhaupt nichts mehr zu sehen, sondern das

---

[1] Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, III, 1. Abtl., p. 38.

Kirchner, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. II, Abtl. 1, p. 203.

[2] Wiesner, Rohstoffe, III. Aufl., Bd. I, p. 154.

[3] Wiesner, l. c., p. 157, Abb. 39 und 40.

Harz bildet jetzt eine feine Haut auf der Wasseroberfläche und ist, unter dem Mikroskop betrachtet, von runden elliptischen oder ganz unregelmäßigen Vakuolen durchsetzt. Am Grunde der mit Wasser gefüllten Schale liegen unregelmäßige Fetzen von schleierähnlichem Aussehen.

Das Erweichen und Fadenziehen im Wasser beschreibt Reinitzer[1] auch für das Olivenharz, nicht dagegen das ölartige Ausbreiten auf der Wasseroberfläche. Auch stellte Reinitzer fest, daß in diesem Olivenharz kein Gummi vorhanden ist.

Werden einige *Alnus*-Harzstücke mit Wasser in der Eprouvette längere Zeit gekocht, so emulgiert sich das Harz ziemlich fein. Filtriert man ab, so zeigt auch das Filtrat noch eine leichte Trübung, die sich auf Zusatz von absolutem Alkohol verstärkt und auch beim Kochen nicht verschwindet. Wäre die Trübung durch Harztröpfchen hervorgerufen worden, die beim Filtrieren infolge ihrer geringen Größe mitgingen, so hätte auf Zusatz von Alkohol ein Klarwerden beobachtet werden müssen. Dies war aber nicht der Fall; im Gegenteil, die Trübung nahm zu und verstärkte sich bis zu einer ganz schwachen Fällung.

Diesen zwei Versuchen, aus welchen hervorzugehen scheint, daß in dem so homogen aussehenden Harz eine Substanz vorhanden ist, die mit einem Gummi oder Schleim die Eigenschaft gemeinsam hat, in Wasser zu quellen und in Alkohol sich nicht zu lösen, schließt sich eine dritte, wiederholt durchgeführte mikroskopische Beobachtung an. Es wurde nämlich der Lösungsvorgang eines Harztropfens in den verschiedenen gebräuchlichen Lösungsmitteln auf dem Objektträger beobachtet. Alkohol in allen Konzentrationen löst nun nicht vollständig, sondern es bleibt außer den verschiedenen Verunreinigungen, die in das Harz gelangt sind, wie kleinen Insekten, Pollenkörnern, Staub usw., auch noch ein deutlicher schleimiger Rückstand, der selbst beim Kochen im absoluten Alkohol auf dem Objektträger unlöslich ist.

Äther, Chloroform, Benzol, Aceton lösen das Harz so schnell auf, daß dabei die unlöslichen Teile auseinandergerissen und auf dem Objektträger verstreut werden, so daß sie nicht in der Deutlichkeit konstatiert werden können, wie es nach dem nicht so stürmisch verlaufenden Alkohollösungsprozeß der Fall ist. Immerhin läßt sich auch hier neben den Verunreinigungen ein unlöslicher Teil beobachten.

In Ammoniak ist das Harz vollständig löslich, wobei die Lösung eine gelbe Farbe annimmt. Die Lösung bleibt beim vielfachen Verdünnen mit Wasser klar. Chloralhydrat löst unter gelber Farbe, bis auf einen schleimigen Rückstand, ebenso Terpentinöl und Eisessig. Die Lösung in Eisessig wird beim Verdünnen sofort trüb.

---

[1] Friedrich Reinitzer, Diese Berichte, Bd. 133, 1924. Monatshefte für Chemie, Bd. 45, 1924.

Dagegen tritt in konzentrierter Kali- oder Natronlauge keine vollständige Lösung des Harzes (auch nach längerem Kochen) ein. Ein Teil geht wohl unter Gelbfärbung in Lösung, ein großer Teil bleibt aber ungelöst zurück. Auf dem Objektträger ist eine deutliche Quellung zu beobachten.

Verteilung und Entwicklung der Hautdrüsen.

Ein Querschnitt durch eine Knospe läßt erkennen, daß die Zwischenräume zwischen den Knospenschuppen einerseits und den in der Knospenlage gefalteten Blättern, sowie den Nebenblättern anderseits ganz mit Harz erfüllt sind. In Präparaten, die in Glyzerin beobachtet werden, erscheint das Harz hellgelb wie Bernstein und ganz homogen; Schnitte, die in Wasser liegen, halten sich nur kurze Zeit und erleiden eine Veränderung insofern, als der homogene Charakter der Harzmasse verschwindet und eine blasige, schaumartige Struktur auftritt. Es müssen offenbar Bestandteile des Harzes in Wasser gelöst worden sein. An solchen Querschnitten durch frische Knospen kann man leicht beobachten, wie sich die innere Epidermis der beiden äußersten Knospenschuppen samt einer oder zwei Zellagen sehr leicht von dem darunter befindlichen Gewebe ablöst; der dadurch gebildete freie Raum ist selbstverständlich niemals mit Harz erfüllt. Zerlegt man ganze Knospen in einer mit Alkohol gefüllten Schale in ihre einzelnen Bestandteile, so löst sich die innere Epidermis in ihrer ganzen Ausdehnung von der übrigen Knospenschuppe ab.[1]

Häufig kann man große Luftblasen in dem Zwischenraum zwischen Epidermis und übrigem Gewebe erkennen, die sich leicht verschieben lassen.

Das Harz wird in bestimmten Teilen der Epidermis gebildet, die nach der Definition von de Bary allgemein als Epidermis- oder Hautdrüsen zu bezeichnen und in die Unterabteilung der »glandulösen Haargebilde«, der Drüsenschuppen, einzureihen sind.[2] Hanstein[3] nannte diese Exkretionsorgane »Colleteren«.

Doch scheinen im vorliegenden Falle diese Drüsen nicht die einzigen Faktoren der Harzbildung zu sein. Einen gewissen Hinweis dafür gibt schon de Bary, indem er schreibt:[4] »Von der Insertionsstelle drüsiger Haargebilde setzt sich in den Knospen von *Rumex*, *Rheum*, *Cunonia*, *Coffea*, *Alnus*, *Carpinus*, *Corylus* u. a. m. die drüsige Wandstruktur fort über die glatte Epidermis. Diese erhält dadurch die Eigenschaften der Drüsenfläche. Das gleiche findet

---

1 Vgl. Kirchner, l. c., Bd. II, Abt. 1, p. 204.

2 A. de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, 1877, p. 93.

3 Hanstein, Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen, Bot. Ztg., Bd. 26, 1868, p. 724.

4 de Bary, l. c., p. 95.

sich in exquisiter Form an den klebrigen jungen Trieben der *Betula alba*, wo die drüsige Beschaffenheit der Wand von den schildförmigen Drüsenschuppen aus über die ganze Epidermis geht bis zu den Eingangsleisten der Spaltöffnungen, an denen sie aufhört.«

Die seiner Arbeit beigegebene Figur 35 illustriert diese Erscheinung in deutlicher Weise. Auch Hanstein führt in seiner erwähnten Arbeit Beispiele für dieses Übergreifen der Sezernierung von den dafür ausgebildeten Organe auf die übrige normal gebaute Epidermis aus.

Bei *Alnus*-Blättern in der Knospenlage ist das Ablösen der Kutikula auf weite Strecken hin häufig zu beobachten, besonders deutlich dort, wo keine zu großen Drüsen stehen. Bei Drüsen in jüngeren Entwicklungsstadien kann man schön verfolgen, wie die Kutikula der übrigen Epidermis abgehoben ist, aber mit der Kutikula des Drüsenköpfchens, die dessen Membran noch eng aufgelagert erscheint, in Verbindung steht. Diese leichte Ablösung der Kutikula allein würde an sich noch keinen Grund zu der Annahme bieten, daß die Epidermis an der Harzexkretion mitbeteiligt ist. Es kommt aber noch ein zweiter Umstand hinzu, der mit einigem Vorbehalt die obige Annahme zu stützen scheint (siehe II. Teil). Hier soll nur so viel gesagt werden, daß sich in den Epidermiszellen Inhaltsstoffe finden, welche in ihrem Verhalten die gleichen Eigenschaften aufweisen, wie die Inhaltsstoffe der Drüsen selbst. Diese aber werden mit der Harzbildung in Zusammenhang gebracht, so daß der Schluß berechtigt ist, auch den Epidermiszellen auf Grund ihres Inhaltes die Fähigkeit der Harzbildung zuzusprechen. Es sei nur ganz allgemein darauf hingewiesen, daß diese Eigenschaft nicht befremdlich erscheint. Man findet alle Übergänge von streng lokalisierter Exkretion in Drüsenhaaren über Drüsenflecken, die als »kleine scharfumschriebene Sekretionsorgane« (Haberlandt) auftreten, bis zu den Drüsenflächen, wie sie uns in klarer Ausbildung bei *Populus* begegnen.

Über die Verteilung der Hautdrüsen bei *Alnus viridis* erhält man eine Vorstellung, wenn man einerseits voll entwickelte Blätter verschiedener Größe, anderseits Quer- und Längsschnitte durch Knospen daraufhin untersucht. Sehr instruktiv sind auch die Beobachtungen beim Zerlegen einer Knospe unter dem Präpariermikroskop. Es ist klar, daß die Drüsen, deren Aufgabe die Harzbildung ist, die wiederum dem Knospenschutze dient, schon innerhalb derselben ausgebildet sein müssen; eine Neubildung von Drüsen auf dem schon entfalteten Blatt wäre zwecklos. Diese Überlegung wird durch das beobachtete Bild bestätigt. Jugendstadien der Drüsen lassen sich nur in der Knospe beobachten, während das entfaltete Blatt stets entwickelte Drüsen in gleichmäßiger Verteilung sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite zeigt. Um die Drüsenverteilung auf den Blättern verfolgen zu können, genügt die Behandlung mit Javelle'scher Lauge. Ganz junge Blätter werden schon innerhalb 24 Stunden, größere nach entsprechend längerem

Liegen in Javelle so vollkommen aufgehellt, daß sich die feinsten Details der Epidermis leicht feststellen lassen. Es gelingt auch, durch Palisadenzellen und Schwammparenchym hindurch die darunterliegende Epidermis zu unterscheiden. Die Drüsen sind höchst gleichmäßig verteilt und stehen mit großer Regelmäßigkeit oberhalb von Gefäßbündeln (Abb. 1). Dies ist auch in einer Zeichnung bei Kirchner[1] gut wiedergegeben. Nur ein Umstand ist dort nicht berücksichtigt worden, nämlich das Größenverhältnis von Drüse zu Gefäßbündel. Abgesehen von dem Hauptnerv und der Basis der Sekundärnerven, ist der Durchmesser der Drüsen um das Drei- bis Fünffache größer als die Dicke des darunterliegenden Gefäßbündels. Drüsen, die ganz frei liegen, das heißt unterhalb welcher man im Blattgewebe kein

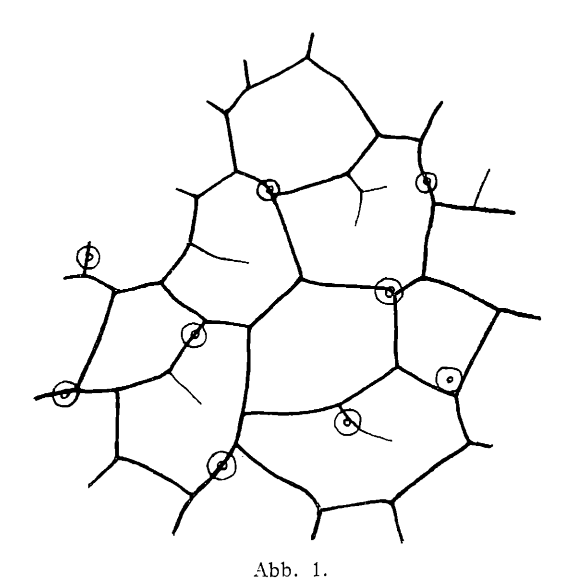


Abb. 1.

Gefäßbündel findet, sind nur ganz vereinzelt anzutreffen. Das so gewonnene Bild der Verteilung der Drüsen an vollkommen ausgebildeten Blättern wird ergänzt durch Beobachtungen an Querschnitten durch Knospen. Infolge der frühzeitigen Bildung und raschen Entwicklung der Drüsen stehen sie in sehr großer Zahl und enge aneinandergerückt auf der Oberfläche der wellig gefalteten jungen Blätter (Abb. 2). Da nach der Blattentfaltung keine Neubildung von Drüsen mehr erfolgt, verteilt sich die gleiche Zahl von Drüsen, die vorher dicht aneinandergelagert waren, auf einer verhältnismäßig großen Fläche. Aber ebenso, wie sie auf dem vollständig entfalteten Blatt ganz gleichmäßig verteilt sind und nirgends eine Häufung an bestimmten Stellen zu beobachten ist, erscheint auch die Oberfläche dieser jungen, noch gefalteten Blätter auf den Quer-

[1] Kirchner, l. p. 220, Abb. 199.

schnitten gleichmäßig, aber sehr dicht mit Drüsen besetzt. Überraschend ist die frühzeitige Ausbildung derselben. Material, vom Mai (13. und 15.), an dem die neugebildeten Knospen als kaum stecknadelkopfgroße Bildungen in den Blattachseln stehen, läßt schon schöne ausgebildete Drüsen erkennen. Zuerst findet man sie natürlich auf den Knospenschuppen, aber dort schon in einem weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadium. Sie müssen ungemein frühzeitig angelegt werden, denn an Mikrotomschnitten durch Knospen, welche erst die zwei äußersten Knospenschuppen ausgebildet hatten, während das unterste Blatt nur als ein kleiner Höcker zu erkennen war, sah man schon drei ziemlich große Außendrüsen. Dagegen



Abb.

sieht man am im Herbst gesammelten Material (Ende September) auf den Knospenschuppen niemals junge Entwicklungsstadien von Drüsen. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Drüsen zuerst auf den Knospenschuppen, da aber schon sehr frühzeitig gebildet werden; jedoch bleibt ihre Zahl auf diesen stets bedeutend zurück hinter der großen Menge, die auf Blättern entstehen. Da werden die Drüsen erst später, aber in einer außerordentlich großen Anzahl gebildet, außerdem kann man auf Blättern selbst knapp vor der Blattentfaltung — also schon an überwinterten Knospen (!) — noch schön die verschiedenen Entwicklungsstadien sehen, was auf Knospenschuppen zu diesem Zeitpunkt niemals mehr der Fall ist. Aus dem Gesagten ergibt sich, daß alle jene Drüsen, welche auf den Knospenschuppen stehen, vermöge ihrer frühzeitigen Entwicklung sehr bald funktionsfähig werden. Bei den Blattdrüsen aber liegen die Verhältnisse anders. Durchmustert man eine größere Zahl von

Querschnitten auf die Verteilung der Drüsen hin, so fällt sofort ein ziemlich bedeutender Größenunterschied bei denselben auf. Man sieht einige sehr große, vollständig entwickelte Drüsen, daneben aber wieder viele kleine und erst unvollkommen entwickelte. Dabei läßt sich absolut keine Regel darüber aufstellen, wo etwa die großen und wo die kleinen stehen. Der eine Querschnitt zeigt oft ein ganz anderes Bild in dieser Hinsicht, als ein anderer. Es scheint allerdings, als ob die Fähigkeit zur Ausbildung einer großen Drüse zum Teil davon abhängig ist, ob ihrem Wachstum ein Hindernis im Wege steht oder nicht. Denn so viel läßt sich doch sehen, daß große Drüsen überall dort stehen, wo das Blatt nicht unmittelbar an einen anderen Knospenbestandteil grenzt, wo es also in den freien, mit Harz erfüllten Zwischenraum hineinragt. Da steht dem Wachstum einer Drüse nichts im Wege als die zähflüssige Harzmasse. Freilich finden sich auch große Drüsen dann wieder an Stellen, wo sehr wenig freier Raum vorhanden ist, dort aber auch nur vereinzelt. Aber davon abgesehen: Raummangel oder eine gewisse räumliche Enge sind noch kein unüberwindliches Hemmnis für das Wachstum. Wo die Tendenz zu einem solchen vorhanden ist, kann es sich auch durchsetzen. Aber offenbar ist diese Tendenz hier nicht durchgehend vorhanden. Der Umstand ist jedenfalls auffallend, daß man auf Blättern, selbst noch knapp vor ihrer Entfaltung, Drüsen in ihren allerersten Entwicklungsphasen sieht, und zwar sogar in einer Anzahl, welche die der ausgebildeten übertrifft. Neben diesen beiden Extremen lassen sich dann alle Übergänge feststellen, von eben erst angelegten bis zu den vollständigen, fertigen Drüsen.

Man ersieht daraus, daß ein großer Teil der Drüsen, vielleicht sogar die Mehrzahl, für die Harzexkretion nicht in Betracht kommt. Denn die Harzbildung ist im September schon so weit vorgeschritten, daß alle freien Räume innerhalb der Knospe damit erfüllt sind, ja der Überschuß an Harz quillt an der Knospenspitze als ein Tropfen heraus. Diese ganze Leistung ist von einer in bezug auf die Gesamtzahl der Drüsen in einer Knospe relativ geringen Drüsenmenge aufgebracht worden, denn selbst nach der Überwinterung findet man immer noch viele Drüsen, deren Enwicklungszustand ein so einfacher ist, daß sie für die Harzbildung nicht in Betracht kommen können. Es ergibt sich daraus der Schluß, daß für die Harzbildung überhaupt nur ein Teil der vorhandenen Drüsen Verwendung findet, während der andere Teil gar nicht dazu herangezogen wird. Dieser bei *Alnus viridis* beobachtete Fall wird vielleicht noch durch eine Erscheinung bekräftigt, die bei Besprechung der Inhaltsstoffe der Drüsen erwähnt werden muß.

Die Entwicklung einer einzelnen Drüse gestaltet sich in folgender Weise. (Es ist zu dieser Beobachtung nicht notwendig, auf Knospen zurückzugreifen, die noch ganz klein sind. Auch überwinterte Knospen lassen alle Stadien der Drüsenentwicklung erkennen. Untersucht wurden mit dem Mikrotom angefertigte Schnittserien, aus deren Durchmusterung sich der Entwicklungsgang einer

Drüse rekonstruieren läßt. Die beigelegten Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat ausgeführt worden. Sämtliche Drüsenzellen besitzen sehr große und deutlich sichtbare Zellkerne.) Jede Drüse geht aus einer einzigen Epidermiszelle hervor (Taf. I, Fig. 1). Diese wölbt sich stark vor, bis zur doppelten Größe der benachbarten Epidermiszellen. Die ersten Teilungen sind longitudinale (Fig. 2). Von oben betrachtet erscheint dann die Drüse als ein Kreis, in vier Quadranten geteilt. Die folgenden Teilungen sind, wie die Fig. 3 und 4 zeigen, darauf senkrecht orientiert. Die Reihenfolge dieser Teilungswände ist keine ganz gleichmäßige. Neben Drüsen, bei denen die longitudinale Wand noch deutlich erkennbar ist und an welche sich die dazu senkrecht stehenden Teilungswände in schöner Regelmäßigkeit angliedern, findet man solche, bei denen diese erste Wand wohl noch deutlich erkennbar ist, aber doch schon aus ihrer ursprünglichen Richtung verschoben erscheint. In die dritte Phase dieser Entwicklungsreihe sind dann jene Teilungswände einzureihen, die die bisher gebildeten Zellen meist in schräger Lage durchziehen (Fig. 5, 6). Damit ist schon eine gewisse Differenzierung eingetreten, die auch äußerlich erkennbar ist. Die Drüse weist nun schon deutliche Köpfchenform auf, man findet Andeutung eines Stieles und ebenso zeigen die erwähnten Teilungswände in ihrer Richtung schon die Tendenz zu einer strahligen Anordnung. Aber auch hier noch kann man leicht die ersten Wände verfolgen. Durch die folgenden Teilungen aber, verliert ihre Richtung sehr an Übersichtlichkeit. Die Zeichnungen zeigen, wie durch Querteilung von horizontal gelagerten Zellen eine, beziehungsweise zwei Zellen in jeder Drüsenhälfte gebildet werden (Fig. 7 bis 11), die dann den Eindruck einer zentralgelegenen Zelle erwecken, wodurch das ursprüngliche Bild einer senkrechten Wand vollkommen verschwindet. Damit ist aber die Differenzierung sehr weit vorgeschritten und die Drüse in ihrer endgültigen Form eigentlich schon vorbereitet. Alle folgenden Teilungen dienen nur mehr der Ausbildung und feineren Differenzierung. Man erkennt ganz genau jenen Zellkomplex, aus dem der Stiel hervorgeht, der ziemlich tief in das Drüsenköpfchen hineinreicht. Er ist vor allem auch an den stark verdickten Zellwänden kenntlich. Die peripher gelegenen Zellen teilen sich sehr zahlreich in paralleler Richtung (antiklin [Fig. 9]) und bilden sich durch einseitiges Längenwachstum zu den radiär ausstrahlenden Zellen des nunmehr scheibenförmig gewordenen Drüsenköpfchens aus. Die Endstadien sind in den Figuren 12 und 13 wiedergegeben, wobei Figur 13 die etwas in der Form abweichende Drüse einer Knospenschuppe zeigt.

Es wurde schon hervorgehoben, daß die Drüse am Beginn der Entwicklung von oben betrachtet das Bild eines Kreises zeigt, der in vier Quadranten geteilt ist. In einem späteren Stadium, wie es etwa in Figur 7 wiedergegeben ist, erkennt man an einem Oberflächenbild noch mit ziemlicher Deutlichkeit die zwei ersten Teilungsebenen, wenngleich sie durch einige darauffolgende schon

aus der ursprünglichen Lage verschoben worden sind. In einem noch vorgeschritteneren Stadium lassen sich die primären Wände nicht mehr erkennen.

Die bisherigen Ausführungen mögen einige Bemerkungen über die Entwicklung des Stieles abschließen. Wie aus den Querschnitten hervorgeht, kann man erst von einer gewissen Entwicklungsstufe an, von einer beginnenden Differenzierung des Stieles sprechen. Dieselbe läßt sich gut verfolgen, weil die Stielzellen sehr bald eine Verdickung ihrer Zellwände aufweisen. Die Entwicklung schreitet hier mit großer Regelmäßigkeit fort. Man findet in fast allen Fällen die gleichen und stets wiederkehrenden Verhältnisse.

Bei jungen Drüsen erscheint der Stiel von oben gesehen kreisrund (Fig. 15). Er wird da von vier Zellen gebildet, die gleiche Form und Größe aufweisen. In einem späteren Stadium tritt dann insofern eine Veränderung ein, als vorläufig wohl noch keine neuen Zellteilungen auftreten, dagegen aber ein ungleiches Wachstum der vier Zellen zu beobachten ist (Fig. 16, 17). Dementsprechend sieht jetzt der Stiel von oben gesehen eirund aus, wobei die Umrißlinie vier Ausbuchtungen aufweist, welche der Zahl der Stielzellen entsprechen. Durch das ungleiche Wachstum werden die Zellen in ihrer Lage zueinander wesentlich verändert. Während ursprünglich alle vier Zellen gleichartig waren und sich in der Hauptachse des von ihnen gebildeten Zylinders berührten, sind jetzt zwei einander gegenüberliegende Zellen bedeutend gewachsen und statt bloß mit einer Kante zusammenzutreffen, berühren sie sich jetzt mit ihrer gemeinsamen Innenwand. Die zwei übrigen Stielzellen weisen nur eine geringe Größenzunahme auf, ohne dabei ihre Form verändert zu haben. In einer dieser Zellen treten im weiterem Verlauf neue Teilungen und Wandbildungen auf (Fig. 18), die zur Folge haben, daß auch hier die ursprüngliche Anlage unkenntlich wird.

Inhalt der Hautdrüsen.

Eine Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit bestand darin, an das Problem der Harzbildung heranzutreten. Es mußte infolgedessen auf die Untersuchung des Inhaltes der Drüsen große Sorgfalt verwendet werden, da sich gerade über diesen Punkt in der Literatur widersprechende Angaben finden. In den darüber zuletzt erschienenen Arbeiten von Hannig,[1] Franck[2] und Moenikes[3] wird die Beobachtung mitgeteilt, daß Harz als solches schon innerhalb von Exkretzellen zu sehen ist.

---

[1] Hannig, Untersuchungen über die Harzbildung in Koniferennadeln, Zeitschrift für Botanik, Bd. 14, 1922.

[2] Franck, Über die Harzbildung in Holz und Rinde der Koniferen, Botan. Archiv, Bd. III, 1923.

[3] Moenikes, Zur Frage der Harzbildung bei den Umbelliferen, Kompositen und Araliazeenwurzeln, Botan. Archiv, Bd. V.

Leider versagt bei der zur Untersuchung herangezogenen *Alnus viridis* die von Hannig empfohlene Fixierungsmethode (und gleichzeitige Grünfärbung) der Harzmasse mit Kupferacetat (Unverdorben-Franchimont Reagenz). Es wird daher unmöglich, auch nur einigermaßen dünne Schnitte zu erzielen, solange das Harz vorhanden ist. Auch die Kombination Kupferacetat mit Chromsäure oder Kaliumbichromat führten nicht zum gewünschten Ziele, obwohl so eine gewisse Härtung, aber keine Färbung erreicht wurde. Immerhin ist aber auch dadurch noch nicht jener Grad von Sprödigkeit des Harzes erreicht, daß man auf dieser Grundlage exakte Untersuchungen anstellen könnte. Die Frage, ob das Harz in jener Form, in der es sich unter der Kutikula ansammelt und nach deren Sprengung austritt, schon im Inneren der Drüsenzellen vorhanden ist, läßt sich somit für *Alnus viridis* vorderhand noch nicht endgültig beantworten. Die Frage kann erst dann als gelöst betrachtet werden, bis es gelingt, einen Querschnitt durch eine erwachsene und in Funktion begriffene Drüse zu legen und durch eindeutige Färbung das Vorhandensein oder Fehlen von Harz in der Zelle zu konstatieren. Dafür fehlt aber heute noch die geeignete Methode, nicht nur was die Fixierung des Harzes betrifft, sondern auch bezüglich eines geeigneten mikrochemischen Nachweises. Daß das Harz subkutikular vorhanden ist, läßt sich zwar nicht mit jener Deutlichkeit beobachten, wie beispielsweise bei vielen Labiatendrüsen, aber immerhin aus den Resten der gesprengten Kutikula erschließen. Der Nachweis gelingt aber noch auf einem anderen Weg. Man legt dazu das Knospenmaterial in einen mit Harz ziemlich gesättigten Alkohol von schwächerer Konzentration (zirka 70%). Es wird dadurch erzielt, daß der Lösungsprozeß nicht so rasch vor sich geht und wohl das Harz gut entfernt wird, das zwischen den einzelnen Knospenteilen liegt und eben das Anfertigen dünner Schnitte hindert, nicht aber auch die Harzmengen herausgelöst werden, die in Drüsen liegen, deren Kutikula noch intakt ist. Werden Querschnitte so vorbehandelter Knospen auf 5 bis 10 Minuten in Eau Javelle gelegt, dann erkennt man mit großer Deutlichkeit jene Drüsen, deren Kutikula noch nicht durch das darunter befindliche Exkret gesprengt worden ist und die auch beim Anfertigen der Schnitte mit dem Rasiermesser nicht verletzt worden sind. Solche Drüsen haben oft eine ganz hellgelbe Farbe, die nach Zusatz von 90% Alkohol oder nach längerem Liegen in Javelle verschwindet. Durch beide Flüssigkeiten wird dann das Harz herausgelöst, bei Javelle natürlich auch der übrige Zellinhalt.

Die Beobachtung der Harzansammlung unter der Kutikula genügt aber allein noch nicht, um das Fehlen von Harz innerhalb der Drüsenzellen zu erweisen.

Bei den Versuchen des lokalisierten Harznachweises trat bald eine andere Frage in den Vordergrund. Schon die ersten Beobachtungen an Drüsen lenkten die Aufmerksamkeit auf höchst auffallende,

kugelige Inhaltskörper, die mit besonderer Klarheit hervortraten, nachdem die Schnitte in Javelle gelegt worden waren (Abb. 3).

Über diese Inhaltsstoffe findet man in der Literatur ziemlich häufig Angaben, ohne daß sie aber genauer untersucht worden wären. Hanstein[1] erwähnt sie bereits, indem er schreibt: »Figur 40 zeigt unter Anilinreaktion nicht allein die oben besprochenen Färbungen . ., sondern auch Harztröpfchen, zum Teil rein blau, zum Teil rötlich, welche im Begriff zu sein scheinen, die sezernierenden Zellen zu verlassen.« In den beigegebenen Figuren sind diese »Harztröpfchen« eingezeichnet. Daß es sich da nicht um Harz handeln kann, geht daraus hervor, daß diese Tropfen in Alkohol nicht so leicht löslich sind, im Gegensatz zu dem ausgetretenen Harz, das auch in verdünntem 70% Alkohol sofort in Lösung geht. Auch bei Haberlandt[2] findet man einen Hinweis: »Wahrscheinlicher aber ist es, daß das Rohmaterial für die Sekretbildung direkt aus dem Zellumen stammt, indem man tatsächlich vor Beginn der Sekretion und auch während derselben zahlreiche Tröpfchen und Ballen von sehr verschiedener Größe beobachten kann, die mehr oder minder stark lichtbrechend sind und nach den Untersuchungen Tunmanns aus Fett und Gerbstoff bestehen.« Auch Tschirch[3] berichtet über diese Kugeln als »rundliche Tropfen«. O. Tunmann[4] hat in seiner Dissertation ein großes Material von Exkretdrüsen bearbeitet. Er hat die in Frage stehenden Tropfen wiederholt beobachtet und mit Recht hervorgehoben, daß sie nicht, wie es Hanstein angenommen hat, mit Harz identisch sind. Nur ist seine Schlußfolgerung daraus nicht überzeugend. . . konnte mit Sicherheit konstatiert werden, daß diese Tröpfchen kein Harz sind, abgesehen davon, daß sie nur ganz vereinzelt auftreten, ja manchmal sogar in den umliegenden Blattgeweben sich finden. Dieselben können daher auch nicht die großen Mengen Harz gebildet haben, welche sich unter der Kutikula befinden« (p. 49). Die Tropfen treten keineswegs nur vereinzelt auf, im Gegenteil, gerade bei den drei zitierten Objekten in großen Mengen. In dem speziellen Teil schreibt Tunmann bei *A. glutinosa:* »nur ganz vereinzelt merkt man kleine Tröpfchen, welche sehr resistent gegen Kalilauge sind, im Gegenteil zum Sekret selbst, welches sich bei Kalieinwirkung unter dem Deckgläschen sofort löst« (p. 19). Im allgemeinen Teil der Arbeit werden sie als Fetttropfen bezeichnet. Nun ergibt sich hier ein nicht verständlicher Widerspruch. Die Beobachtung Tunmanns über das Verhalten bei *Alnus* entspricht der Wirklichkeit. Die Tröpfchen sind gegen Kalilauge sehr resistent, das Exkret löst sich darin sofort auf. Dazu ganz im Gegensatz steht eine Methode, die Tschirch

---

[1] Hanstein, Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen, Bot. Ztg., Bd. 26, 1868, p. 723.

[2] Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie, 5. Aufl., 1918, p. 477

[3] Tschirch, Harze und Harzbehälter, 2. Aufl., p. 1150.

[4] O. Tunmann, Über die Sekretdrüsen, Dissertation, Bern, 1900.

angegeben hat (l. c., p. 1152) und die auch von Tunmann wiederholt verwendet wurde. Löst er die Gerbstoffe mit Wasser heraus, »so treten die Fetttropfen deutlicher hervor, zeigen die bekannten Fettreaktionen und werden durch Kalilauge mehr oder weniger leicht verseift«. Tunmann mazeriert die Schnitte ein bis zwei Tage in einer Schale mit verdünnter Kalilauge, wäscht mit Wasser nach und »so verseifen sich die Fette und die entstandenen Seifen werden durch Wasser entfernt, während das terpenhaltige Sekret meist unverändert bleibt«.

Es wird also in der Zusammenfassung der Arbeit von Tunmann gerade das Gegenteil dessen behauptet, was im speziellen Teil mitgeteilt wurde.

Im folgenden wird eine Zusammenstellung verschiedener Reaktionen dieser Tropfen gegeben. Zum erstenmal wurde die Aufmerksamkeit auf sie durch Präparate gelenkt, welche in Javelle lagen. Der Zellinhalt hatte sich herausgelöst, die Schnitte waren fast vollkommen aufgehellt und um so mehr fielen die kugeligen Massen in den Drüsenzellen auf. Um zu konstatieren, ob sie nicht vielleicht ein Kunstprodukt darstellten, das durch die aufeinanderfolgende Behandlung mit Alkohol und Javelle entstanden sein konnte, wurden verschiedene Wege eingeschlagen, um die Schnitte aufzuhellen. Um den Alkohol auszuschalten, wurden Knospen nach der Methode von Hannig (gesättigte Kupferacetatlösung und 1% Chromsäure zu gleichen Teilen) halbwegs gehärtet und die dann angefertigten Querschnitte in Chloralhydrat, Kalilauge (33·3%) und Ammoniak sowie in eine Mischung von Kalilauge und Ammoniak gelegt. In allen Fällen löste sich das Harz sofort und die Schnitte wurden bedeutend aufgehellt. Ammoniak allein bewirkte nur ein Herauslösen des Harzes, wodurch aber an sich schon eine bedeutende Aufhellung erzielt werden konnte. Bei allen vier Modifikationen kann man die Kugeln in den Drüsen mit Sicherheit feststellen. Nachdem also gezeigt werden konnte, daß die Kugeln immer auftreten, somit anscheinend von dem angewandten Reagenz unabhängig sind, wurden im weiteren Verlauf Schnitte von Knospen untersucht, die zur Entfernung des Harzes in 70% Alkohol lagen. Es konnte jetzt auch mit alkoholhaltigen Farblösungen gearbeitet werden. Ein Querschnitt durch so vorbehandeltes Material gab das gleiche Bild, wie die vorhergehenden Präparate. Zusatz von Sudan III bewirkt ein ungemein deutliches Hervortreten der Kugeln. Daß es sich hier um Harztropfen handeln könnte, war von vornherein sehr unwahrscheinlich. Die Behandlung der Schnitte mit Alkohol, Ammoniak, Kalilauge und Chloralhydrat genügten, um auch die letzten Zweifel zu beseitigen. Eine Reihe von Versuchen wurde mit Material unternommen, das in Javelle lag, sowohl um das

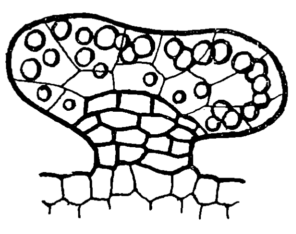


Abb. 3.

Verhalten der Kugeln diesem gegenüber zu erproben, als auch deshalb, weil so behandelte Objekte den höchsten Grad der Deutlichkeit erreichten. Schnitte in kaltem Javelle und ebenso in heißem Javelle, nachträglich mit Sudan gefärbt, zeigten ebenfalls ein unverändertes, aber viel deutlicheres Bild. Zu diesen Präparaten ist zu bemerken, daß die Deutlichkeit derselben in kaltem Javelle nicht von Dauer ist. Werden die Schnitte von einer Knospe, die mit 70% Alkohol behandelt worden war, in Javelle gelegt, so tritt sofort Aufhellung ein. Der Inhalt aller Zellen wird in ganz kurzer Zeit herausgelöst, die Schnitte sind dann fast ganz durchsichtig, da nur mehr das Gerüst der Zellwände unverändert bleibt. In diesen Präparaten fallen die Kugeln, die durch diesen Vorgang in keiner Weise angegriffen worden sind, sofort auf. Sie sind in diesem Falle äußerst scharf konturiert, stark lichtbrechend und erscheinen nach Zusatz von Sudan III ganz prachtvoll und intensiv rot gefärbt. Nach längerem Liegen in Javelle aber werden sie porös, schwammig, das gewohnte Bild verschwindet vollkommen, so daß ich zu Beginn der Untersuchung der Meinung war, die Kugeln würden überhaupt in Javelle gelöst. Dies ist aber keineswegs der Fall. Daß die Substanz noch vorhanden ist, läßt sich jederzeit durch Sudanfärbung erweisen, in welchem Falle dann die ganzen Drüsen rot gefärbt sind, während sonst nur die Kugeln in scharfer Abgrenzung diesen Farbstoff speichern. Es handelt sich hier vielmehr um einen, man möchte fast sagen reversiblen Dispergierungsvorgang, denn diese Schnitte, in welchen keine Kugeln mehr zu sehen sind, zeigen sie sofort wieder, wenn man die Schnitte, gleichgültig ob sie jetzt in Javelle, Glyzerin oder Wasser liegen, kurze Zeit erhitzt. In allen diesen Fällen tritt das ursprüngliche Bild in seiner alten Schärfe und Klarheit zutage. Der Vorgang läßt sich beliebig oft wiederholen. In der Kombination: zuerst Alkohol, dann Chloralhydrat heiß tritt ebenfalls keine Veränderung auf. Das Harz war mit 70% Alkohol entfernt worden, der Schnitt hellte sich mit heißem Chloralhydrat sehr stark auf, die Kugeln in den Drüsenzellen wurden durch nachträgliche Sudanfärbung noch auffälliger hervorgehoben. Ebenso ändert sich im Aussehen und Verhalten der Kugeln nichts, wenn sie zuerst mit Javelle, dann mit Chloralhydrat bei normaler Temperatur oder in der Hitze behandelt werden. Wie nach den Erfahrungen bei den Javellepräparaten vorauszusehen war, verschwanden auch hier bei jenem Schnitt, der in Javelle und nachträglich in Chloralhydrat bei normaler Temperatur lag, die Kugeln im Dauerpräparat, um beim Erhitzen wieder aufzutreten. Die Präparate, welche erhitzt wurden, zeigen auch auf die Dauer die Kugeln in der gewohnten Schärfe. Schließlich wurde noch das Verhalten der Kugeln in Glyzerin und Wasser geprüft. In beiden Flüssigkeiten bleiben sie unverändert, auch wenn durch längere Zeit in der Eprouvette oder auf dem Objektträger gekocht wurde.

Gegen Säuren sind die Kugeln ungemein restistent. In 10% Chromsäure und in konzentrierter Schwefelsäure konnte ihre Anwesenheit

noch nach 24 Stunden mit Sicherheit konstatiert werden. Erst nach tagelanger Einwirkung oder in kochender konzentrierter Schwefelsäure verschwanden sie. Auch in Kalilauge, Natronlauge und konzentrierter Ammoniaklösung sind sie sehr lange haltbar. In Kalilauge kann man sie selbst nach wiederholtem Kochen noch finden.

Die Kugeln lösen sich in den allgemein verwendeten organischen Lösungsmitteln rasch auf. Der Lösungsprozeß kann unter dem Mikroskop verfolgt werden. Für diese Versuchsreihe wurden Schnitte mit und ohne Javellebehandlung (bei Zimmertemperatur) benützt. Glatt löslich sind die Kugeln in Chloroform, Äther, Benzol, Aceton, Terpentinöl und Eisessig. In Alkohol von genügender Konzentration sind die Kugeln löslich. In 70% Alkohol kann man nach 24 Stunden fast gar keine Lösung beobachten, während in 90% und in absolutem Alkohol nach dieser Zeit vollständige Lösung eingetreten ist. In absolutem Alkohol ist der Lösungsvorgang unter dem Mikroskop beobachtbar. Er tritt zwar nicht mit jener Vehemenz auf, wie beispielsweise bei Chloroform oder Benzol, aber immerhin verschwinden die Kugeln nach mehrmaligem Durchsaugen von absolutem Alkohol.

Schließlich wurde auch das Verhalten der Kugeln gegen Farbstoffe geprüft, obwohl gerade die erzielten Färbungen über die Natur des Stoffes nichts Beweisendes auszusagen vermögen. Vor allem ist die außerordentlich rasche und intensive Rotfärbung mit Sudan zu erwähnen. Nicht minder auffällig ist die Färbung mit Scharlachrot (in alkoholischer Lösung), wogegen durch eine wässerige Lösung eine bedeutend schwächere Nuance erzielt wird. Ungemein kontrastreich ist die Färbung mit Alkannatinktur. Hämatoxylin (in Alkohol heiß gesättigt) gibt eine rosa bis hellbraune Färbung, die im Ton große Ähnlichkeit mit der allerdings nicht dauerhaften Färbung mittels Jodtinktur besitzt. (Eine Zusammenstellung dieser Reaktionen findet sich in der nachstehenden Tabelle.)

Suchen wir nun auf Grund der mitgeteilten Versuche die chemische Natur der Kugeln aufzuhellen, so kommen in erster Linie in Frage: Fette, fette oder ätherische Öle, Terpene und Harze, also eigentlich Körper, die einander zum Teil recht nahe stehen. Es ist von vornherein klar, daß Färbungen gerade in diesen Gruppen nicht zum Ziel führen können. Sudan, Alkanna etc. sind alles Farbstoffe, die von den chemisch heterogensten Substanzen in gleicher Weise gespeichert werden. Es war naheliegend, die Kugeln für Fetttropfen zu halten, allein dem stehen doch einige sehr wichtige Gründe entgegen. Erstens wäre es merkwürdig, daß Fett, also ein wertvoller Baustoff in Exkretdrüsen in solchen Mengen vorkommen sollte, in welchen man eher Abfallstoffe vermuten würde. Dann versagte auch die Molisch'sche Reaktion[1] vollkommen, die für die Erkennung von Fett in mikroskopischen Präparaten bisher das einzig

[1] Molisch, Mikrochemie, 3. Aufl., p. 119.

	Kugeln	Terpene	Me-Sekret (nach A. Meyer)	Fett
Äther	löslich	löslich	löslich	löslich
Chloroform				
Benzol				
Aceton				
Xylol				
Terpentinöl				
Eisessig			unlöslicher oder nur z. T. löslich	unlöslich
Alkohol 80 bis 100%			nur z. T. löslich	
Chloralhydrat	unlöslich	unlöslich	z. T. löslich oder unlöslich	
Eau de Javelle . . .			unlöslich	
Glyzerin				
Wasser				
Ammoniak				verseifbar
Konz. Kalilauge . .	sehr resistent	sehr resistent		
Natronlauge				
Schwefelsäure	sehr resistent (Braunfärbung)		sehr resistent	sehr resistent
10% Chromsäure .				
Verseifung	negativ	negativ	negativ	positiv

sichere Verfahren ist. Zur Kontrolle wurden auf demselben Objektträger Schnitte von *Alnus* und Schnitte aus fetthaltigen Geweben (Endosperm von *Coffea*) nach der Vorschrift von Molisch behandelt. Während in den letzteren die Fettkrystallnadeln nach einigen Tagen zu beobachten waren, traten bei *Alnus* keinerlei Verseifungserscheinungen auf. Auch im Polarisationsmikroskop war eine Umwandlung in Sphaerokrystalle nicht zu beobachten. Ist das Ausbleiben dieser Reaktion auch noch nicht unbedingt beweisend für Abwesenheit von Fett, wie Molisch selbst hervorhebt, so wird sie es fast mit Gewißheit, wenn auch noch einige andere Fettreaktionen negativ ausfallen. Die leichte Löslichkeit in Alkohol und die Löslichkeit in Eisessig[1] können daher auch nach dieser Richtung hin gewertet werden. Allerdings sind die Löslichkeitsverhältnisse speziell in Alkohol nur mit Vorsicht zu deuten, da geringe Mengen mancher Fette doch gelöst werden.[2]

Es ist auf Grund der vorgenommenen Reaktionen mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, daß die Kugeln kein Fett sind. Absolute Sicherheit darüber zu gewinnen, wäre natürlich nur durch chemische Analyse möglich. Wie schwierig gerade die Fettdiagnose bei so vereinzelt im Gewebe vorkommenden Tropfen ist, geht aus den Untersuchungen eines so erfahrenen Beobachters, wie A. Meyer, hervor. A. Meyer[3] berichtet »über die angebliche Fettspeicherung immergrüner Laubblätter«. Und spricht schon darin die Behauptung aus, daß es sich in den angeführten Fällen nicht um Fett handeln kann. Einige der bei ihm angeführten Reaktionen trafen für die Kugeln in den *Alnus*-Drüsen zu, doch war von vollständiger Übereinstimmung nicht die Rede. Gut übereinstimmend sind die meisten Reaktionen auf Löslichkeit (Chloroform, Xylol, Äther), verschieden dagegen das Verhalten gegen Eisessig und zum Teil gegen Chloralhydrat. Große Ähnlichkeit besteht ferner gegenüber Schwefelsäure und Salzsäure und gegen Javelle. Die Beschreibung, die A. Meyer über das Verhalten gegen dieses letztere gibt, trifft ganz genau auch für *Alnus* zu. »Die Tropfen werden nach Stunden trübe und von Bläschen durchsetzt. Nach 24 Stunden sind sie oft in Kugeln mit dickem, stark lichtbrechendem Rand und körniger, schwächer lichtbrechender Mitte verwandelt *(Ilex)* oder sind von Bläschen durchsetzt *(Taxus)*.[4] Der Ansicht Meyers, daß es sich hier um nichtfettartige Stoffe handeln müsse, wurde von einigen Seiten widersprochen, die an der Fettnatur der Tropfen festhalten.[5] Eine

---

[1] A. Meyer, Das Chlorophyllkorn, 1883, p. 28.

[2] Tunmann, Pflanzenmikrochemie, p. 156.

[3] A. Meyer, Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 36, 1918.

[4] A. Meyer, Analyse der Zelle, 1920, p. 331.

[5] Guilliermont et Mangenot: Sur l'Autoplastensekret et le Mesekret d'A. Meyer, Compt. Rend. Soc. Biologie, *89*, p. 240 bis 242, 1923 und früher 1920, 1921.

Untersuchung aus jüngster Zeit von R. Bloch[1] bestätigt dagegen die mikrochemischen Ergebnisse A. Meyers und kommt ebenfalls zu dem Resultat, daß es sich nicht um Fett handelt. Neu jedoch ist die Beobachtung, daß hier keine Abfallstoffe vorliegen, sondern Baustoffe der Kutikula, daher die Bezeichnung »Mesekret« nicht am Platze wäre.

Die Untersuchungen, die Kugeln in den Drüsen von *Alnus* irgendwie mit dem »Mesekret« Meyers in Zusammenhang zu bringen, brachten also keinen Erfolg. Es gibt zwar eine ganze Anzahl von Reaktionen, die beiden gemeinsam sind, aber daneben treten auch einige schwerwiegende Verschiedenheiten auf. Schließlich ist das »Mesekret« selbst noch ein chemisch gar nicht bestimmter Körper, so daß auch eine Übereinstimmung mit diesem zu keinem befriedigenden Resultat geführt hätte.

Die überraschend großen Massen der Kugeln sowie die Regelmäßigkeit ihres Vorkommens in den Drüsen erweckten unwillkürlich den Gedanken, daß zwischen ihnen und dem Produkt der Drüsen, dem Harz irgendein Zusammenhang bestehen muß. Man steht aber auch hier vor großen Schwierigkeiten, da das vorliegende Endprodukt, das Harz selbst, chemisch sehr wenig bekannt ist. Das eine jedenfalls steht fest, daß die Harze Gemische oft sehr verschiedener Körper sind. Dann ist auch festzuhalten, daß die verschiedensten Versuche unternommen wurden, von Harzen, beziehungsweise einzelnen Bestandteilen derselben zu bestimmten chemischen Gruppen Beziehungen herzustellen. Man findet Hinweise auf einen Zusammenhang mit den Phytosterinen (Resinole, z. B. Amyrin)[2] und auf einen ebensolchen mit den Terpenen (Resinotannole). Czapek[3] sagt: »Anderseits grenzen die Phytosterine durch Stoffe wie das Lupeol, Onocerin, Amyrin usw. an die Harzalkohole und Sesquiterpene an, von denen wir sie heute weder chemisch noch physiologisch scharf sondern können.« Daß im vorliegenden Falle die Kugeln Phytosterine seien, erscheint nicht nur durch das mikroskopische Bild unwahrscheinlich, sondern vielmehr noch durch das negative Ergebnis bei Sublimationen und durch das Fehlen von Phytosterinkrystallen.

Bamberger[4] deutet einen Zusammenhang mit den Terpenen an, der durch die Umwandlung des Pinen in Pinon gegeben wäre, das wieder mit Salpetersäure Terebinsäure liefert, die in den Oxydationsprodukten der Pimarsäure und der Abietinsäure vorhanden ist.

---

[1] R. Bloch, Über das »Mesekret« von *Ilex Aquifolium*, Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 42, 1924.

[2] Tschirch, Methoden der Gewinnung und des Abbaues der Harze Abderhalden, Handbuch der biolog. Arbeitsmethoden, Abt. 1, Teil 10, p. 601. Rollet, Über das Amyrin aus Manila-Elemiharz, Diese Berichte, 1922.

[3] Czapek, Biochemie, Bd. 1, p. 785.

[4] Bamberger in Wiesner, Rohstoffe, 3. Aufl., »Harze«.

In der zitierten Arbeit von Tschirch werden ebenfalls dafür Beispiele angeführt (p. 598): »Ruzicka und Meyer[1] betrachten vorläufig die Abietinsäure als Derivat des Diterpen's Trimethyl-Isopropyldekahydrophenanthren ($C_{20}H_{32}$) und als organische Fortsetzung der Sesquiterpenverbindungen in der natürlichen höheren Terpenreihe.«

Diese Hinweise wurden ausführlicher gebracht, um die mit Vorbehalt ausgesprochene Vermutung zu stützen, daß im vorliegenden Falle die Kugeln Terpene, beziehungsweise Polyterpene darstellen könnten. Die Fähigkeit derselben zur leichten Polymerisation ist vielfach angeführt und studiert worden. Bamberger beschreibt sie als »dicke, leichtverharzende, zwischen 250 bis 280° siedende Flüssigkeiten«. Die höher molekularen Polyterpene sind noch weniger charakterisiert als die Sesquiterpene. Sie sind entweder klebrige Öle oder harzartige Massen. Auch bei Czapek[2] werden die Eigenschaften und das Verhalten einer großen Reihe von Terpenen und Polyterpenen in ähnlicher Weise beschrieben.

Parallelversuche mit Pinen in der Eprouvette gaben einige überraschende Ähnlichkeiten mit den Kugeln. Auch das mikroskopische Bild von Pinenemulsionen und deren Verhalten gegen verschiedene Reagentien zeigt viele Ähnlichkeit. Dabei wurde von den Färbungen ganz abgesehen, da diese nicht beweisend sind. Die Löslichkeitsverhältnisse sind die gleichen, besonders auch die rasche Löslichkeit in Eisessig sowie die Unlöslichkeit selbst in kochender Javelle'scher Lauge oder in Chloralhydrat.

Unter Berücksichtigung dieser großen Ähnlichkeiten im Verhalten der Kugeln und der bekannten Terpene und nach Ausschaltung anderer möglicherweise in Betracht kommender Stoffe, erscheint es in hohem Maße wahrscheinlich, daß in den Kugeln polymerisierte Terpene als hochmolekulare Polyterpene vorliegen. Der einzige exakte Weg wäre die Reindarstellung der fraglichen Substanz und ihre chemische Untersuchung. Bei *Alnus* liegen aber die Verhältnisse für eine derartige Isolierung sehr ungünstig.

Ein günstiges Objekt dafür stellen die Blätter von *Betula alba* dar. Im Bau und Verteilung der Drüsen dieser Art besteht große Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Alnus* (vgl. die Abbildung bei Solereder).[3] Auch bei *Betula* sind die Drüsen mit ebensolchen Kugeln dicht erfüllt. Nun gelingt es sehr leicht, die Drüsen von jungen Blättern, die in Javelle gelegen waren, mit einem kleinen Pinsel abzustreifen. Ältere Blätter sind nur deshalb ungünstig, weil ihre derben Epidermiswände die rasche Aufhellung hindern und beim Abstreifen mit dem Pinsel nach längerer Einwirkung von Javelle leicht größere Gewebeteile mitgehen, die schwer zu

---

1 Ruzicka und Meyer, Helv. chim. acta, 1922, *5*, 315.

Czapek, Biochemie, 2. Aufl., Bd. III.

3 Solereder, Systemat. Anatomie der Dicotyledonen, p. 891, Abb. 187 *B* bis *D*.

entfernen sind. Jüngere Blätter dagegen eignen sich ganz vorzüglich. Schon nach 24 Stunden ist vollständige Aufhellung eingetreten, man sieht mit bloßem Auge die Oberfläche mit Drüsen gleichmäßig übersät und diese Drüsen lassen sich mit ein paar leichten Pinselstrichen entfernen. Unter dem Mikroskop sieht man die vollständige Drüse, in ihr nur mehr die Kugeln, da der übrige Zellinhalt durch Javelle entfernt worden war und um jede Drüse einen Ring von ausgetretenem Harz, der mit Luftblasen durchsetzt ist. Hier nun hat die Untersuchung einzusetzen. Die einzige Schwierigkeit besteht nur in der Sammlung einer genügenden Menge von Drüsen. Ist eine solche vorhanden, dann läßt sich die Trennung von Harz und Kugeln leicht durchführen und man erhält auf diese Weise ein reines Präparat, in welchem nur Kugeln enthalten sind. Diese Arbeit wird durchgeführt werden, sobald genügend Material vorhanden ist, an dessen Beschaffung gearbeitet wird. Erst das Ergebnis dieser Untersuchung wird zuverlässige Resultate zeitigen können.

Schon am Beginn der Arbeit findet sich ein Hinweis darauf, wie aus den anatomischen Beobachtungen hervorgeht, daß einerseits nicht alle Drüsen an der Harzbildung beteiligt sind, sondern nur eine verhältnismäßig kleine Zahl und daß sich die Kutikula der gesamten Epidermis sehr leicht und über weite Strecken hin ablöst. Im mikrochemischen Teil wurde der Versuch unternommen, die charakteristischen Inhaltsstoffe dei Drüsenzellen mit der Harzbildung in Zusammenhang zu bringen. Diese Stoffe finden sich aber auch in derselben Deutlichkeit und mit den gleichen Eigenschaften in den Epidermiszellen, so daß von diesem Gesichtspunkt aus ebenfalls die Annahme berechtigt erscheint, daß die Epidermis die Fähigkeit zur Harzbildung besitzt. Es ist hier die Stelle, noch auf einige vorläufige Untersuchungen an *Populus*-Blättern hinzuweisen, bei welchen die Harzabscheidung in bestimmten Epidermisstrecken teils der Knospenschuppen, teils der jungen Blätter erfolgt.[1]

Auf dem Weg der Aufhellung von Schnitten in Eau de Javelle und der nachträglichen Färbung mit Sudan III gelingt es sofort, in den jungen Blättern von *Populus*, die in der Knospe eingerollt liegen, in den Epidermiszellen sehr große Kugeln nachzuweisen, die in den durchsichtigen Schnitten in auffallender Weise durch ihre starke Färbung und ihre regelmäßige, reihenförmige Anordnung in der Epidermis die Konturen des eingerollten Blattes deutlich hervortreten lassen. Bei einiger Übung kann man dieselben auch in dünnen Querschnitten beobachten, welche dem Aufhellungsprozeß nicht

---

[1] Hanstein, Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen, Bot. Ztg., 1868.

Reincke, Über die Funktion der Blattzähne und die morphologische Wertigkeit einiger Laubblattnektarien, Bot. Ztg., 1874.

Reincke, Beiträge zur Anatomie der an den Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane, Jahrb. f. wiss. Botan., 1876.

Tschirch, Harze und Harzbehälter, 2. Aufl.

Tunmann, Dissert.

unterworfen wurden. Daß es sich dabei nicht um den Zellkern handelt, der von Fehér[1] als: »groß, mittelständig und gut sichtbar« beschrieben wird (p. 87), geht aus den Verhalten gegenüber Javelle und organischen Lösungsmitteln hervor. Die mit Sudan intensiv rot gefärbten Kugeln lösen sich auf Zusatz von Chloroform sofort auf.

Die »resinogene« Schicht.

Tschirch spricht im botanischen Teil seiner im Jahre 1893 veröffentlichten Arbeit »über die Bildung von Harzen und ätherischen Ölen im Pflanzenkörper«[2] die Behauptung aus, daß »die eigentliche Harzbildung in der stark gequollenen, äußeren, gegen den Kanal gerichteten Wand der Sezernierungszellen erfolgt«. Diese Wand, er bezeichnet sie auch als Schleimauflagerung, ist gegen das Kanallumen durch eine zarte Haut, die »innere Haut«[3] abgeschlossen, sie ist entweder homogen, oder »von Körnchen, Fäden und Stäbchen« durchsetzt, in einigen Fällen deutlich geschichtet. Tschirch stellt sie zu den »Schleimmembranen«[4] im allgemeinen und bezeichnet sie im speziellen als »resinogene Schicht«. In einer 1922 erschienenen Arbeit von Tschirch[5] wird diese resinogene Schicht nur kurz erwähnt als »sekretogene Schicht«, die aus einer, aus der Interzellularsubstanz hervorgehenden, kolloidalen Membranschicht besteht, die den Interzellularkanal auskleidet.

Außer den Untersuchungen von Tschirch liegen zwei Arbeiten im gleichen Sinne vor, von Bécheraz[6] und Tunmann.[7] Dieser übrigens kommt in zahlreichen späteren Arbeiten noch oftmals auf die resinogene Schicht zu sprechen.[8]

Die Existenz der resinogenen Schicht wurde zum erstenmal von Schwabach[9] bezweifelt. In neuester Zeit haben sich Hannig,[10]

---

[1] Fehér, Über die Abscheidung von Harzbalsam auf den jungen Trieben unserer einheimischen *Populus*-Arten, Beihefte z. Bot. Zentralblatt, Bd. 39, 1923, p. 81.

[2] Tschirch, Jahrbücher f. wiss. Bot., Bd. 25, 1893, p. 370 ff.

[3] Berichte d. D. Bot. Ges., Bd. 11, 1893, p. 201.

[4] Angewandte Pflanzenanatomie, p. 193.

[5] » Methoden der Gewinnung und des Abbaues der Harze Abderhalden; Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, Abt. I, Teil 10, p. 591.

[6] Bécheraz, Über die Sekretbildung in den schizogenen Gängen, Dissert., Bern, 1893.

[7] Tunmann, Über die Sekretdrüsen, Dissert., Bern, 1900.

[8] Über die resinogene Schicht der Sekretbehälter der Umbelliferen, Berichte d. D. pharm. Ges., Bd. 17, 1907.

Tunmann, Über die Harzgänge von Gingko biloba, Österreichische Jahreshefte f. Pharmazie, 1905, Heft 6.

Tunmann, Beiträge zur Kenntnis der Hautdrüsen, Berichte der D. pharm. Ges., Bd. 18, 1908.

[9] E. Schwabach, Zur Kenntnis der Harzabscheidungen in Koniferennadeln, Berichte der D. Bot. Ges., Bd. 17, 1899, p. 291.

[10] Hannig, Zeitschrift für Botanik, Bd. 14, 1922.

Franck,[1] und Moenikes[2] auf Grund sehr sorgfältiger Untersuchungen ebenfalls gegen die Existenz einer resinogenen Schicht ausgesprochen.

Die von Hannig eingeführten Methoden, das Harz vorerst mit Kupferacetat in 1% Chromsäure zu härten und dann erst Schnitte anzufertigen, ist jedenfalls weitaus genauer und zuverlässiger, als die Methode Tschirch's, der »relativ dicke« Schnitte untersuchte und diese vorher bei 100° getrocknet hatte.[3]

Tschirch selbst schreibt (l. c., p. 1095): »Die Untersuchungen, die sich die Aufgabe stellten, den Ort der Sekretbildung zu ermitteln, gingen von dem Satze aus: ‚es erscheint nicht wahrscheinlich, daß Harz und ätherisches Öl durch mit Wasser imbibierte Membranen diffundieren kann.'«

Verschiedene Arbeiten aber, wie z. B. die sehr interessanten Versuche von R. H. Schmidt[4] oder von A. Heller[5] ergaben den experimentellen Beweis, daß der obige Satz nicht richtig ist. Damit fällt aber auch die Notwendigkeit weg, den Ort der Harzbildung in eine äußerste Membranpartie zu verlegen. (Ganz abgesehen von allen anderen Einwänden könnte man noch die Frage stellen, ob denn die sogenannten »resinogenen Substanzen« eine wasserdurchtränkte Membran passieren können?)

Ein anderer Grund für die Aufstellung der resinogenen Schicht war der Umstand, daß nach Tschirch niemals in den Epithelzellen Harz exakt nachgewiesen werden konnte. Es ist aber zumindest ebenso schwer, diese Behauptung aufrechtzuhalten, wie die gegenteilige, daß Harz schon innerhalb der Epithelzellen vorhanden ist. Es stehen der Beantwortung dieser Frage zweierlei Schwierigkeiten gegenüber. Einerseits die Unmöglichkeit, Mikrotomschnitte, auch sehr dünne Handschnitte nach den allgemeinen Methoden anzufertigen und anderseits der Umstand, daß die Harze nicht einen chemisch einheitlichen Körper darstellen, daß wir chemisch sehr wenig über sie wissen und auch keine eindeutigen Reaktionen auf sie haben. Löslichkeitsverhältnisse und Färbungen sind so unzuverlässig, daß auf sie kein großes Gewicht gelegt werden kann. Sie sind aber vorläufig die einzig möglichen, mikrochemisch anwendbaren Reaktionen. Bevor man ein abschließendes Urteil über die Frage: »Wo entsteht das Harz in der Pflanze?« sprechen darf, sind gewiß noch zahlreiche Fragen auf chemischem und vor allem auf kolloidchemischem Gebiete zu lösen. Daß der Membran bei der Entstehung der Harze eine wichtige Rolle zufällt und insofern der Gedanke Tschirchs vollkommen berechtigt ist, scheint sicher zu sein,

---

[1] Franck, Bot. Archiv, Bd. III, 1923, p. 173.

[2] Moenikes, Bot. Archiv, Bd. V, p. 91.

[3] Tschirch, Harze und Harzbehälter, 2. Aufl., p. 1119.

[4] R. H. Schmidt, Über Aufnahme und Verarbeitung von fetten Ölen durch Pflanzen, Flora, 1891, p. 300 ff.

[5] A. Heller, Über die Wirkung ätherischer Öle und einiger verwandter Körper auf die Pflanzen, Flora, 1904, p. 1 ff.

besonders wenn man sich vor Augen hält, daß die Membran keineswegs eine trennende Wand darstellt, die lediglich aus Zellulose gebildet ist, sondern eine verbindende Wand und daß sie der Sitz zahlreicher, höchst wichtiger und chemisch lebhaft aktiver Substanzen ist.

Gerade Arbeiten der letzten Zeit stützen diese Behauptung. Es sei in diesem Zusammenhang nur auf die bedeutsamen Versuche Hansteen-Cranners hingewiesen, dem es gelungen ist, aus den Zellwänden Phosphatide zu gewinnen und der auf Grund seiner Untersuchungen zu folgendem Schlusse kommt: »Dadurch müssen aber solche Zellwände auch ebenso wohl als die plasmatische Oberfläche des Zellkörpers, selbst mit der Umgebung stets in Reaktion treten und es ist deshalb ganz falsch, wie es jetzt noch geschieht, sie als tote Organe anzusehen, die nur eine Rolle als mechanischer Schutz für den Zellkörper spielen. Sie müssen wegen dieses ihres Phosphatidgehaltes auch bei der Regulation des Stoffaustausches mitbeteiligt sein, also dem Zellkörper auch einen physiologischen Schutz geben und deshalb auch den lebenden Zellorganen zugerechnet werden« (p. 149).[1]

Aber es ist zu weitgehend, die Membran ganz allein für die Bildung so außerordentlich kompliziert zusammengesetzter Stoffgemenge, wie es die Harze sind, verantwortlich zu machen und den ganzen Bildungsprozeß sogar in eine streng lokalisierte Partie der Membran, in eine »resinogene Schichte« zu verlegen.

Es ist im hohen Grad auffallend, daß die Gegenwart dieser resinogenen Schicht übereinstimmend von drei Autoren bei den Koniferen nicht festgestellt werden konnte. Es liegt kein Grund vor, die Angaben von Schwabach in der Weise zu bezweifeln, wie es Tschirch getan hat[2] und ebenso sind die Untersuchungen von Hannig und seinen Schülern mit großer Sorgfalt durchgeführt worden. Tschirch betont,[3] daß die resinogene Schicht bei den Koniferen sehr zart sei und bedeutend besser bei Umbelliferen-Kanälen zu sehen sei. Die Untersuchungen von Moenickes haben nun gezeigt, »daß entweder kein Schleim gebildet wird oder aber, daß in den Fällen, in welchen ein solcher vorkommt, er oft in den jüngsten Entwicklungsstadien fehlt und in den späteren durchaus nicht als regelmäßiger Wandbelag auftritt« (p. 107). Sehr wichtig in diesen Untersuchungen sind die Beobachtungen über die Entstehung des Schleimes, auf welche noch zurückzukommen sein wird. Außerdem wurden Harztröpfchen innerhalb der Epithelzellen beobachtet.

Der Vergleich dieser Arbeiten zeigt schon, daß eine resinogene Schicht bei all den Harzen, welche keine Gummiharze sind, also

---

[1] Hansteen-Cranner, Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen, Meldinger Fra Norges Landbrukshoiskole, Kristiania, 1922.

[2] Tschirch, Die Einwände der Frau Schwabach gegen meine Theorie der Harzbildung, Berichte d. D. Bot. Ges., Bd. 19, 1901, p. 25.

[3] Tschirch, Die Wachs-, Harz- und Farbstoffbildung bei den Cocciden, Chem. Umscha, 1922, p. 349.

in Alkohol sich vollständig lösen, entweder gar nicht gesehen worden ist, oder (nur von Tschirch) bloß in Form eines äußerst feinen Belages. Bei Gummiharzen, wofür die Umbelliferenharze typisch sind, wurde ein schleimartiger Belag mitunter konstatiert. Die Untersuchungen von Moenickes jedoch zeigten, daß dieser Schleim aus den Membranen gebildet wird, »durch wiederholtes tropfenartiges Vorquellen«, wobei perlschnurartige Schleimaggregate gebildet werden, die schließlich zu homogenem Schleim zusammenfließen.

Es läßt sich auf künstlichem Wege sehr leicht ein ähnliches Bild darstellen, wie es Tschirch und Bécheraz für die resinogene Schicht bei Umbelliferenkanälen gezeichnet haben.[1] Als Ausgangspunkt dient die einfache Überlegung, daß beim Auflösen eines Gummiharzes im Alkohol selbstverständlich nur das Harz, aber nicht das Gummi in Lösung gehen kann. Es wurden nur zirka 3 bis 5 *cm* lange Stengelteile einer *Nymphaea* mit dem einen Ende an die Wasserstrahlpumpe angeschlossen und dann eine feine Emulsion eines Gummiharzes (Asa foetida, Galbanum) langsam eingesaugt. Die Stengelteile wurden an der Luft getrocknet und waren meist schon nach 24 Stunden so hart, daß man ohne weiteres Querschnitte machen konnte. Wurde nun unter dem Deckglas Alkohol zugesetzt, so erfolgte sofort Auflösung der harzartigen Bestandteile, während das Gummi zurückblieb und in vielen Fällen die weiten Interzellularen als Wandbelag in ebenderselben Weise auskleidete, wie dies bei Umbelliferenkanälen der Fall ist. Parallelversuche mit reinen Harzen, die ebenfalls in wässeriger Emulsion eingeführt worden waren, ergaben, wie zu erwarten war, vollständiges Herauslösen der die Interzellularen und Gefäße ausfüllenden Harzmasse.

Diese primitiven Versuche sollten eben nur zeigen, was die bloße Überlegung schon erwarten läßt, daß nämlich in all den Fällen, in welchen Gummiharze vorliegen, nach der Behandlung mit Alkohol eine schleimige Masse zurückbleiben muß. In den Fällen aber, in welchen reine Harze vorliegen, ist eine solche nicht zu erwarten und wurde auch tatsächlich nur von Tschirch beobachtet, während die übrigen Autoren ihre Existenz verneinten. Tschirch[2] sagt allerdings: »Die Umbelliferensekrete sind durchwegs Gummiharze, d. h. sie enthalten neben dem Harzkörper Bestandteile der schleimartigen, resinogenen Schicht, die beim Anschneiden der schizogenen Kanäle mit ausfließt.« Nach diesem Satz muß aber die Frage aufgeworfen werden, warum in den Fällen der Umbelliferenharze die resinogene Schicht mit ausfließt und das ist, was als Gummibestandteil bezeichnet wird, während bei den zahlreichen Koniferenharzen, die doch quantitativ in ähnlichen Mengen und ebenfalls durch Anschneiden gewonnen werden, keine Spur von Gummi, d. h. nach Tschirch keine Spur einer resinogenen Schicht

---

[1] Bécheraz, Dissert., Taf. 3 bis 4, Abb. 1 bis 61.

Tschirch, Harze und Harzbehälter, 2. Aufl., Abb. 87 bis 89.

[2] Tschirch, Harze und Harzbehälter, 2. Aufl., p. 330.

nachweisbar ist. Es liegt in diesem wechselnden Verhalten der resinogenen Schicht ein Widerspruch. Auf der einen Seite soll sie nur einen dünnen Belag bilden, ohne deshalb quantitativ minder leistungsfähig zu sein und nicht mit dem abgesonderten Harz zugleich austreten, auf der anderen Seite bildet sie deutliche, oft große Wandauskleidungen und wird offenbar außerordentlich rasch regeneriert, denn die Gummimengen im abgesonderten Harz sind ziemlich große.

Die Erklärungen für dieses Verhalten, die Tschirch[1] gibt, sind nicht eindeutig. Er schreibt: »In den Fällen, wo die sekretogene Schicht lange weich und quellbar bleibt, fließt sie beim Anschneiden des Organs mit aus und mischt sich dem Sekret bei. Alsdann tritt das Sekret als Gummiharz auf (Asa foetida, Galbanum, Ammoniacum, Gummigutt, Japanlack), nimmt sie jedoch frühzeitig eine derbe Beschaffenheit an oder geht sie gar zum Teil zugrunde, so fließt das Sekret als gummifreier Balsam aus (Koniferenterpentine)«.

Tunmann[2] scheint eine andere Erklärung zu bringen, indem er schreibt: »Wir müssen daher annehmen, daß der Schleim (die resinogene Schicht) in den lebenden Sekretbehältern in flüssiger Form vorliegt und mit den Balsamanteilen des Sekretes eine Emulsion bildet. Nur dann, wenn die Schleimproduktion größer wird oder die Balsambildung übertrifft (schizogene Gänge, Umbelliferen, Colleteren), ist der Schleim als Schicht vorhanden. Balsam- und Schleimbildung sind aber in der gleichen Pflanze im Laufe der Entwicklung nicht konstant. Am Ende der Vegetationsperiode überwiegt oft die Schleimproduktion.«

Auch diese Erklärung befriedigt nicht. Denn bei der Annahme, daß die resinogene Schicht der Koniferen in den Sekretbehältern »in flüssiger Form vorliegt und mit den Balsamteilen des Sekretes eine Emulsion bildet«, bleibt es rätselhaft, warum sie im ausgetretenen Harz als Gummi nicht mehr nachweisbar ist. Als Schleimschicht wäre sie vorhanden, wenn (nach Tunmann) »die Schleimproduktion größer wird oder die Balsambildung übertrifft«. Auch dieser Fall tritt bei den Koniferen nicht ein. Somit ergibt sich nach der obigen Erklärung keine Möglichkeit, die resinogene Schicht für die Koniferen aufrechtzuhalten. Die zitierten Erklärungen von Tschirch und Tunmann lassen sich auch nicht, obwohl beide Forscher denselben Standpunkt vertreten, in eine Übereinstimmung bringen.

In diesem Zusammenhang ist noch zu erwähnen, daß sowohl Tunmann,[3] wie auch Moenikes beobachtet haben, daß die Menge des Schleimes nicht nur sehr wechselnd ist, sondern in jungen Stadien geringer ist oder ganz fehlt und also in keinem Verhältnis zur Harzexkretion steht.

---

1 Tschirch, Methoden der Gewinnung und des Abbaues der Harze, 1922, p. 591.

Tschirch, Handbuch der Pharmakognosie, Bd. III, p. 777.

2 Tunmann, Mikrochemie, 1913, p. 572.

3 » » p. 231.

Das Verhalten der gummifreien Koniferenharze und der gummihaltigen Umbelliferenharze sowie der Umstand, daß in den Exkretgängen der letzteren Schleim gefunden, in den Exkretgängen der ersteren nicht, läßt sich aber leichter erklären, wenn man, wie es Hannig und Moenikes getan haben, die Harzbildung und die Schleimbildung als zwei voneinander unabhängige und nur gleichzeitig verlaufende Vorgänge auffaßt. Hannig[1] führt dafür auch die Arbeiten von Hanstein an und Moenikes[2] weist in seiner Arbeit auf die von ihm beobachtete, tropfenartige Entstehung des Schleimes hin.

Was nun die Untersuchungen an *Alnus viridis* betrifft (Tunmann hat *A. glutinosa* beobachtet, doch liegen die Verhältnisse ziemlich gleich), so läßt sich an Schnitten durch frische Knospen, die natürlich infolge des außerordentlich großen Harzgehaltes nur ziemlich dick angefertigt werden können, oder an Schnitten durch Knospen, die lange Zeit in einer gesättigten Kupferacetatlösung in 1⁰/₀ Chromsäure gelegen sind, nach dem Weglösen des Harzes mit Alkohol fast immer eine schleimige Masse beobachten. Hanstein hat dabei Schleim nicht direkt beobachtet, aber sein Vorkommen richtig vermutet.[3] Ihr Aussehen entspricht den bisher gegebenen Beschreibungen. Am deutlichsten und auffallendsten ist sie zu beobachten, wenn man das Licht von der Seite einfallen läßt. Dann schmiegt sich den in der Knospenlage wellig gefalteten Blättern und den Nebenblättern eine weißlich schimmernde Schleimmasse an. Bei stärkeren Vergrößerungen erkennt man Striche, die als bakterienartige Stäbchen bezeichnet worden sind und kleine Körner. Die drei Abbildungen, die Tunmann für diese Verhältnisse bei *A. glutinosa* gegeben hat (Dissert.), dürfen aber, nicht allein für die anatomischen Details, sondern auch für die Schleimauflagerung nur als ein Schema gelten. Denn es ist in diesem Falle bei der sorgfältigsten Beobachtung nicht möglich, mit Bestimmtheit diese oder jene Kontur als Kutikula zu bezeichnen. Dies ist nur so lange möglich, als sie wohl abgehoben, aber noch nicht gesprengt ist. Sobald jener Fall aber vorliegt, das Exkret also schon entleert wurde, ist es nicht mehr exakt möglich, für die Kutikulareste, besonders wenn sie sich ganz abgelöst haben, eine so bestimmte Lage einzuzeichnen, wie es Tunmann in den Figuren 12, 13 und 14 macht. Wäre nun der Schleimbelag lokalisiert, d. h. nur oberhalb der sezernierenden Drüsen zu beobachten, so könnte dieses Verhalten mit der resinogenen Schicht in einen gewissen Zusammenhang gebracht werden. Das ist aber nicht der Fall, sondern der Schleim

[1] Hannig, l. c., 1922, p. 417.

[2] Moenikes, l. c., 1923, p. 102 ff.

[3] Hanstein, Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen, Bot. Ztg., 1868, Bd. 26, p. 728: »Im Sekret ist es mir zwar noch nicht gelungen, einen gummiartigen Stoff direkt zu erkennen, doch wird es durch den Bau der Organe wahrscheinlich gemacht, daß sie wie jene anderen auch zu Zeiten wenigstens, Gummi und nicht Harz allein erzeugen.«

tritt überall dort zutage, wo eben vor der Alkoholbehandlung Harz zu sehen war. Er findet sich oberhalb und neben Drüsen, die schon eine gesprengte Kutikula zeigen, er liegt aber ebenso auf und neben Drüsen, die noch unversehrt sind und er findet sich sogar an Orten, an welchen es überhaupt keine Drüsen gibt, wie beispielsweise an Stellen, wo zwei Nebenblätter übereinander zu liegen kommen.

Es läßt sich also an den Blättern und Nebenblättern von *Alnus viridis*, solange sie sich noch im Knospenstadium befinden, mit Sicherheit ein schleimiger Belag feststellen. Es folgt aber aus dieser Beobachtung keineswegs, daß diese Schleimauflagerung zur Membran gehört und in ihr das Harz gebildet wird. Es scheint vielmehr, neben der Harzexkretion und von dieser unabhängig auch Schleim ausgeschieden zu werden, der sich sowohl im ausgetretenen Harztropfen nachweisen läßt, als auch an allen Stellen innerhalb der Knospe, wo vor der Alkoholbehandlung Exkret angesammelt war. Es ist ganz selbstverständlich, daß nach Zusatz von Alkohol die harzartigen Bestandteile sich lösen mußten, während der schleimige Anteil des Exkretes ungelöst zurückbleibt und dabei gewisse Schrumpfungen erleidet, die man an geeigneten Objekten jederzeit auch experimentell erzielen kann.

Zusammenfassung.

1. Die Drüse entsteht aus einer Epidermiszelle, welche sich vorwölbt und nach einer Reihe von gesetzmäßigen Teilungen zu einem kleinen, köpfchenförmigen Gebilde heranwächst, in dem die beginnende Differenzierung eines schildförmigen Drüsenköpfchens sowie eines in dasselbe tief hineinragenden Stieles zu erkennen ist. Zentrifugales Längenwachstum der Zellen, welche das Drüsenköpfchen zusammensetzen, sowie weitere Teilungen und Verdickung der Zellwände des Zellkomplexes, der den Stiel bildet, führen schließlich zu jener Ausgestaltung, welche den fertigen Drüsen eigentümlich ist.

2. Die Verteilung der Drüsen auf den Blättern ist eine gleichmäßige. Man kann beobachten, wie sich die Drüsen fast ausschließlich oberhalb von Gefäßbündeln befinden. Ihre Zahl auf der Ober- und Unterseite der Blätter ist annähernd die gleiche, dagegen findet man sie auf den zu Knospenschuppen umgewandelten Nebenblättern in einer ganz auffallend kleinen Anzahl. Während sie aber auf diesen sehr frühzeitig gebildet werden und sich ungemein rasch entwickeln, erfolgt die Anlage von Drüsen auf den Blättern nicht nur später, sondern selbst noch knapp vor der Blattentfaltung.

3. Da nach der Blattenfaltung eine Harzexkretion nicht mehr erfolgt, so geht schon aus dieser anatomischen Beobachtung hervor, daß ein großer Teil der Drüsen gebildet wird, ohne zur Harzausscheidung herangezogen zu werden.

4. In denselben finden sich in großen Massen auffallende, kugelförmige Stoffe. Auf Grund ihrer Eigenschaften, die große Ähnlichkeit

mit den Eigenschaften der zu Kontrollversuchen herangezogenen Terpene besitzen, sind dieselben vermutlich als hochmolekulare Polyterpene zu bezeichnen.

5. Diese Inhaltsstoffe, die sich in gleicher Weise auch bei *Betula* und *Populus* nachweisen lassen, stehen wahrscheinlich mit der Harzbildung in einem Zusammenhang. Sie finden sich aber nicht bloß in den Drüsenzellen allein, sondern auch sehr regelmäßig in den Epidermiszellen des gesamten Blattes, woraus gefolgert werden kann, daß auch die Epidermis an der Harzbildung mitbeteiligt ist.

6. Der Ausdruck »resinogene Schicht« ist insofern berechtigt, als damit zum Ausdruck gebracht wird, daß auch die Membran an der Harzbildung beteiligt ist, unzulässig ist der Ausdruck jedoch dann, wenn damit nur ein bestimmter und genau umrissener Teil der Zellwand gemeint ist, dem ganz allein der komplizierte Aufbau des Harzgemisches zugemutet wird.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Vorstand des Institutes, Herrn Prof. Dr. K. Linsbauer, sowohl für die Zuweisung des Themas, als auch für seine wertvollen Ratschläge und sein großes Interesse an der Arbeit meinen aufrichtigen Dank aussprechen zu können.

Figurenerklärung.

(Tafel I.)

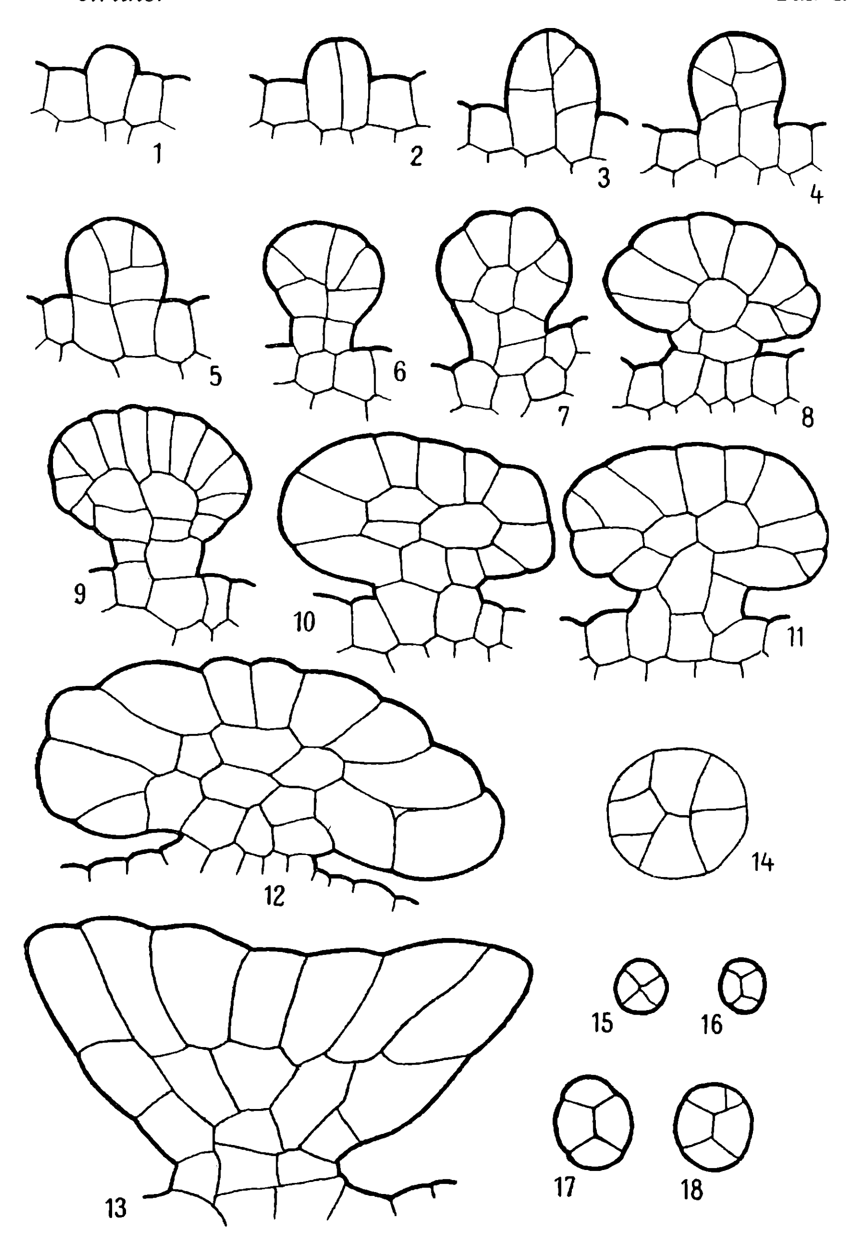
(Wiedergabe der Zeichnungen mit Zeichenapparat von Abbe; Objektiv 7*a*, Okular 4.)

Fig. 1 bis 12. Entwicklungsgang einer Blattdrüse von *Alnus viridis* (näheres im Text).

Fig. 13. Die in der Form etwas abweichende Drüse einer Knospenschuppe.

Fig. 14. Oberflächenansicht einer jungen Drüse, die etwa der in Figur 7 dargestellten entspricht.

Fig. 15 bis 18. Entwicklung des Drüsenstieles.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18